

DESARROLLO VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO DE VASTAGOS DE DIFERENTE ORDEN DE TRES HÍBRIDOS COMERCIALES DE MAÍZ EN DOS DENSIDADES DE SIEMBRA

D. H. Rotili*; G. A. Maddonni

Universidad de Buenos Aires / Facultad de Agronomía / Departamento de Producción Vegetal / Cátedra de Cerealicultura, Avenida San Martín 4453, CABA * rotili@agro.uba.ar

Recibido: 15-12-2015

Aceptado: 22-04-2016

RESUMEN

La producción de macollos puede otorgar estabilidad al rendimiento del maíz en ambientes con oferta variable de recursos, o compensar fallas en el establecimiento de plántulas. El objetivo de este trabajo fue analizar la fenología de los estadios vegetativos y reproductivos de vástagos principales y macollos y su relación con el crecimiento en etapas tempranas del cultivo, en escenarios de alta oferta de recursos bajo densidades de siembra contrastantes. Se realizó un experimento a campo en la FA-UBA durante 2014-2015, con dos híbridos dentados (ARV2194HXRR y ARV2183MGRR) y un híbrido pisingallo (Argenpop 141) sembrados en dos densidades (3 y 6 plantas m⁻²) sin limitaciones hídrico-nutricionales. Desde etapas tempranas del ciclo, la proporción de plantas con macollos presentó diferencias ($0,005 < P < 0,1$) entre densidades (mayor en baja densidad). En ARV2194HXRR y Argenpop141, esta proporción respondió positiva y linealmente a la tasa de crecimiento del vástago principal durante los primeros 42 días desde emergencia. Para similares tasas, el ARV2183MGRR nunca presentó macollos. Debido a la mayor producción de macollos en baja densidad, ARV2194HXRR y Argenpop141 presentaron estabilidad en el número de vástagos m⁻² (ca. 7,6 y 8,3 vástagos m⁻² para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente) entre densidades. A pesar del menor número de hojas (ca. 13,8 vs 22 y 10,4 vs 18 hojas para macollos y vástagos principales de ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente) y similar filocrono (ca. 44,6 y 56,5 °Cd hoja⁻¹ para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente), los macollos florecieron más tardíamente (ca. 120 y 70 °Cd para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente) y presentaron una mayor asincronía floral (ca. -123 y -71 °Cd para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente) que el vástago principal (ca. 18 y 7 °Cd para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente), probablemente debido a la demora en el inicio del macollaje (aprox. en 8-9 hojas aparecidas del vástago principal) y en la iniciación floral de sus ápices.

Palabras clave. Filocrono, tasa de crecimiento, producción de macollos, intervalo antesis-silking, maíz.

VEGETATIVE AND REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF SHOOTS OF DIFFERENT ORDER OF THREE MAIZE HYBRIDS AT TWO CONTRASTING POPULATION DENSITIES

SUMMARY

Tiller production can provide grain yield stability in maize (*Zea mays*, L.) hybrids cultivated in environments with varying resource supply or compensate for failure seedling establishment. The aim of this study was to analyze the phenology of vegetative and reproductive stages of main stems and tillers and their relationships during early stages of maize cycle, of three commercial hybrids irrigated and without nutrient restrictions at two contrasting plant densities (3 and 6 plants m⁻²). The experiment was conducted at the field of FA-UBA during 2014-2015 with two semi-dent hybrids (ARV2194HXRR and ARV2183MGRR) and a popcorn hybrid (Argenpop 141). From early stages, the proportion of plants of the stand bearing tillers differed ($0,005 < P < 0,1$) between densities (greater at low density) and hybrids ($0,005 < P < 0,1$). In Argenpop141 and ARV2194HXRR this proportion was positive and linearly related to the growth rate of main stems during the first 42 days from seedling emergence. For similar plant growth rates, the ARV2183MGRR never presented tillers. Due to the increased production of tillers of ARV2194HXRR and ARV2183MGRR at low density, these hybrids showed stability in the number of stems m⁻² between densities (ca. 7,6 and 8,3 stems m⁻² for ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively). Despite the lower number of leaves (ca. 13,8 vs 22 and 10,4 vs 18 leaves for tillers and main stems of ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively) and the similar phyllochron value (ca. 44,6 y 56,5 °Cd leaf⁻¹ for ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively), tillers exhibited a delayed flowering (ca. 120 and 70 °Cd for ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively) and a greater asynchrony (ca. -123 and -70 °Cd for ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively) than main stems (ca. 18 and 7 °Cd for ARV2194HXRR and Argenpop141; respectively), probably due to the delayed start of tillering (at V₈₋₉ of main stems) and of floral initiation in tillers' apex.

Key words. Phyllochron, plant growth rate, tiller production, anthesis-silking interval, maize.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años, la superficie cosechada de maíz en la Argentina se ha incrementado por la difusión de este cultivo fuera de la tradicional zona templado húmeda (MINAGRI, 2015). Muchos de estos ambientes, considerados como marginales para el cultivo de maíz, presentan bajas precipitaciones anuales, pero una alta variabilidad interanual de este registro durante los meses estivales (Penalba y Vargas, 2004). En consecuencia, existen años en los que las condiciones ambientales pueden ser más favorables para el crecimiento y la producción del cultivo de maíz. Por lo tanto, los planteos productivos conservadores de maíz (e.g. siembras en baja densidad) deberían incorporar genotipos que puedan expresar en términos vegetativo-reproductivo la mejora en la oferta de recursos, siempre que no se comprometa el balance hídrico durante el período crítico para la fijación de granos. Por otro lado en estos ambientes, la producción de estructura vegetativas secundarias (macollos) podría compensar fallas en la emergencia de plántulas originadas por los bajos contenidos de humedad en la cama de siembra (Maddonni, 2012).

El maíz no suele tener la plasticidad vegetativa-reproductiva de otras especies cultivadas, las cuales incrementan el número de granos por unidad de superficie ante una mayor oferta de recursos, mediante la producción de vástagos secundarios fértiles como los macollos del trigo o las ramas de la soja (Gardner *et al.*, 1985). Por otro lado, la dinámica de diferenciación y aparición de macollos ha sido investigada de manera muy acotada, probablemente porque la producción de macollos en maíz es prácticamente nula en los planteos de alta producción con altas densidades de siembra (Moulija *et al.*, 1999). Los macollos de maíz, se originan a partir de las yemas axilares de las cuatro o cinco hojas basales, cuyos entrenudos no se elongan (Tetio-Kagho y Gardner, 1988). En lotes comerciales y experimentales de maíz, se ha registrado la producción de espigas fértiles de macollos en

algunos genotipos (Valentinuz, 2009). Consecuentemente, existen diferencias genotípicas en este rasgo (Sangoi *et al.*, 2009), que en interacción con el efecto de la calidad de la luz sobre la desinhibición de yemas (Maddonni *et al.*, 2002), regulan la emisión de macollos. Su crecimiento posterior y supervivencia son altamente afectados por la oferta de recursos por planta, modificada por la densidad de siembra (Tetio-Kagho y Gardner, 1988; Sangoi y Salvador, 1998; Sangoi *et al.*, 2009), la nutrición mineral (Sangoi *et al.*, 2012b), la fecha de siembra (Sangoi *et al.*, 2012a) y la disponibilidad hídrica (Sangoi *et al.*, 2011).

A pesar de estas evidencias, no existen en maíz estudios que comparen el desarrollo y crecimiento de los macollos y del vástago principal. El tiempo a antesis de un vástago se encuentra relacionado con el número total de hojas y el ritmo de aparición de las hojas, i.e. el filocrono (Kiniry *et al.*, 1983). La sincronía entre el tiempo a antesis del vástago principal y los macollos dependerá entonces de la similitud de estos rasgos. En este trabajo se formularon dos hipótesis. 1) La aparición de macollos de maíz en ambientes de alta productividad (i.e. ambientes sin limitación hídrico-nutricional) es una característica dependiente de la interacción entre el genotipo y la oferta de recursos modulada por la densidad de siembra. Para cada genotipo existiría un umbral de tasa de crecimiento del vástago principal (TCV) al inicio del macollaje por encima de la cual una planta emite macollos. 2) El tiempo a floración de los macollos fértiles y de los vástagos principales es similar debido al mismo ritmo de aparición de hojas en ambas estructuras (i.e. igual filocrono) pero con un diferente número final de hojas (menor en los macollos). Para poner a prueba estas hipótesis se sembraron tres híbridos comerciales de maíz que difieren en su capacidad de producir macollos en dos densidades de siembra contrastantes sin limitaciones hídrico-nutricionales, con los objetivos de i) caracterizar la fenología de vástagos principales y macollos (ritmo de aparición y número final

de hojas, tiempo a floración masculina y femenina, asincronía floral) y ii) establecer relaciones funcionales entre el crecimiento de los vástagos principales en etapas tempranas y la producción de macollos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

El experimento se realizó en el campo de la Cátedra de Cerealicultura de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35'S, 58° 29'O) sobre un suelo arcillo-limoso (Argiudol-vértico), durante 2014-2015. El 11 de noviembre se sembraron dos híbridos dentados de maíz (ARV2194HXRR y ARV2183MGRR) y un híbrido pisingallo (Argenpop 141) en un diseño de parcelas divididas en bloques al azar con tres repeticiones, siendo la parcela principal la densidad de siembra (3 y 6 plantas m⁻²) y la sub-parcela los genotipos. Cada sub-parcela estuvo conformada por 8 (baja densidad) o 4 (alta densidad) hileras de cultivo de 10 m de largo, distanciadas a 0,50 m entre hileras. La diferente cantidad de hileras asignada a cada densidad permitió asegurar la cantidad de plantas utilizada en los muestreos. El ensayo fue sembrado en forma manual, por medio del uso de bastones de siembra. Para asegurar el stand de plantas se colocaron 3 semillas por cada golpe de bastón, y una vez emergidas se realizó un raleo para dejar una sola planta por posición. Se fertilizó el ensayo con 14 kg N ha⁻¹ cuando el cultivo presentó 3 hojas liguladas (V₃; Ritchie *et al.*, 1993), 51 kg N ha⁻¹ en el estado V₄ y 54 kg N ha⁻¹ en el estado V₆, totalizando un aporte por fertilización de 139 kg N ha⁻¹. En todos los momentos se utilizó urea como fuente nitrogenada. La humedad del suelo se mantuvo cercana a capacidad de campo durante todo el ciclo por medio del riego por goteo. El ensayo se conservó libre de malezas, enfermedades y plagas con controles químicos, mecánicos y manuales.

Mediciones

En cada parcela se marcaron luego del raleo, 8 plantas en competencia perfecta y en similar estado fenológico, a las cuales se les realizaron mediciones de fenología siguiendo la escala de Ritchie *et al.* (1993). Se registró semanalmente el número total de hojas visibles (puntas de hojas) y expandidas (hojas con lígula visible; *i.e.* estado V) en el vástago principal. También se determinó el momento (tiempo desde emergencia, estado Vn y número total de hojas visibles del vástago principal) de aparición de macollos, la dinámica de aparición de las hojas de los macollos (puntas de hojas visibles) y el número final de hojas de los macollos. Con respecto a los estadios reproductivos, se determinó la fecha de anthesis (alguna antera de la panoja emitiendo polen) y floración femenina (algún estigma visible por afuera de las chalas; *i.e.* R₁) de la espiga apical de los vástagos principales y de los macollos de cada una de las plantas marcadas.

Para calcular la TCV en etapas tempranas del ciclo del cultivo se realizó un muestreo de 6 plantas por parcela a los 42 días desde la emergencia. Se separaron los vástagos de cada planta según su orden (vástago principal y macollos) y se colocaron en bolsas de papel madera. Inmediatamente de ser colocadas en las bolsas las muestras fueron ingresadas a una estufa a 60°C durante 4 días, obteniéndose posteriormente el peso seco de la biomasa del contenido de cada una de las bolsas. Para determinar la TCV (g d⁻¹) se dividió el valor obtenido de biomasa seca (g) por la cantidad de días desde la emergencia (42 días) al momento del muestreo.

Análisis de los datos

Se evaluaron los efectos de los atributos y sus interacciones mediante análisis de varianza (ANVA), cada uno basado en la correspondiente fuente de error del diseño en bloques. Se utilizó la prueba LSD Fischer para establecer la existencia de diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las medias correspondientes.

Se ajustó un modelo bilineal (Ecuaciones 1.1 y 1.2) a la evolución del número total de hojas aparecidas en el vástago principal y en los macollos en función del tiempo térmico (TT) desde emergencia.

$$HA = a + bTT, \text{ para } TT \leq CMMMEc. (1.1)$$

$$HA = a + bTT, \text{ para } TT > CMMMEc. (1.2)$$

donde HA es el número total de hojas aparecidas (n° hojas aparecidas); TT es el tiempo térmico (temperatura base 8 °C) acumulado desde la emergencia de las plántulas (°Cd); *a* es la ordenada al origen; *b* es la tasa de aparición de hojas (n° hojas °Cd⁻¹); y *c* es el TT en el que han aparecido todas las hojas (°Cd).

Se ajustó un modelo sigmoideo descrito en la Ecuación 2, para analizar la evolución de la proporción de plantas (Prop) que alcanzaron anthesis y R1 (Hall *et. al*, 1981; Maddonni *et. al*, 1999). Los parámetros del modelo fueron utilizados para comparar las dinámicas florales de los distintos tratamientos como también entre vástagos principales y macollos.

$$Prop = \frac{a+b}{(1+e^{-(TT-c)/d})} \quad Ec. (2)$$

Cuadro 1: Evolución de la proporción de plantas con macollos (%) y del número de vástagos por unidad de superficie a lo largo del ciclo del cultivo (tiempo térmico desde la emergencia del cultivo; TT y ontogenia) en tres híbridos de maíz sembrados en dos densidades.

TT (°Cd)		382	498	640	722	815	929	1053
Ontogenia		V ₄₋₅	V ₆₋₇	V ₈₋₉	V ₉₋₁₀	V ₁₀₋₁₁	V ₁₃₋₁₇	V ₁₈₋₂₀
		% de plantas con macollos						
Densidad (D)	3 pl m ⁻²	30,6 a	33,3 a	40,3 a	40,3 a	38,9 a	38,9 a	33,3 a
	6 pl m ⁻²	8,3 b	6,9 b	6,9 b	6,9 b	5,6 b	4,2 b	4,2 b
	<i>P</i>	0,1	0,05	0,005	0,0005	0,0005	0,0005	0,01
Híbrido (H)	ARV2183MGRR	0 b	0 b	0 b	0 b	0 b	0 b	0 b
	ARV2194HXRR	35,4 a	39,6 a	37,5 a	35,4 a	29,2 a	29,2 a	29,2 a
	Argenpop141	22,9 a	20,8 ab	33,3 a	35,4 a	37,5 a	35,4 a	27,1 a
D x H	<i>P</i>	0,1	0,05	0,005	0,0005	0,0005	0,001	0,05
	<i>P</i>	ns	ns	0,01	0,005	0,001	0,05	0,05
		Vástagos m ⁻²						
Densidad (D)	3 pl m ⁻²	5,5	5,9	6,3	6,0	6,1	6,0	6,3
	6 pl m ⁻²	7,6	7,1	9,0	7,5	8,2	6,9	6,9
	<i>P</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Híbrido (H)	ARV2183MGRR	4,5 b	4,5 b	4,5	4,5 b	4,5 b	4,5 b	4,5 b
	ARV2194HXRR	7,0 ab	6,5 ab	8,5	7,7 ab	7,9 a	7,8 a	7,8 a
	Argenpop141	8,2 a	8,5 a	10,0	8,1 a	9,1 a	7,0 ab	7,4 ab
D x H	<i>P</i>	0,1	0,1	ns	0,05	0,1	0,05	0,05
	<i>P</i>	ns	ns	ns	ns	ns	0,1	0,05

Letras distintas indican diferencias significativas (valor P indicado en cada caso) dentro de un mismo momento del ciclo. ns = no significativo.

donde *a + b* representa la máxima proporción de vástagos/macollos cuyas espigas llegan a florecer; (*a+b*)/2 es la coordenada *y* del punto de inflexión; *c* es la coordenada *x* del punto de inflexión y *d* la curvilinealidad de la función sigmoidea.

Se evaluaron las diferencias entre las dinámicas de aparición de hojas del vástago principal y de los macollos y entre las dinámicas de floración del vástago principal y de los macollos a partir de la comparación de los intervalos de confianza (*P*=95%) de los diferentes parámetros de los modelos descritos en las Ec. 1.1, 1.2 y 2 obtenidos con el programa TBLCURVE (Jandel, 1992).

RESULTADOS

Producción de macollos y crecimiento del vástago principal

Los híbridos ARV2194HXRR y Argenpop141 en baja densidad de siembra, presentaron desde etapas tempranas (*V*₄₋₅) producción de macollos (Cuadros 1 y 2). La proporción de plantas con macollos de estos híbridos respondió

Cuadro 2: Detalle de las interacciones híbrido x densidad en la proporción (%) de plantas con macollos a lo largo del ciclo del cultivo (tiempo térmico desde la emergencia del cultivo; TT y ontogenia).

	TT (°Cd) Ontogenia	640 V ₈₋₉	722 V ₉₋₁₀	815 V ₁₀₋₁₁	929 V ₁₃₋₁₇	1053 V ₁₈₋₂₀
Densidad	Híbrido	% de plantas con macollos				
3 pl m ⁻²	ARV2183MGRR	0 a	0,00 a	0 a	0 a	0 a
	ARV2194HXRR	58,3 b	54,2 b	45,8 b	45,8 b	45,8 b
	Argenpop141	62,5 b	66,7 b	70,8 c	70,8 c	54,2 b
6 pl m ⁻²	ARV2183MGRR	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a
	ARV2194HXRR	16,7 a	16,7 a	12,5 a	12,5 a	12,5 ab
	Argenpop141	4,2 a	4,2 a	33,3 a	0 a	0 a
	P	0,01	0,005	0,001	0,05	0,05

Letras distintas indican diferencias significativas (valor P indicado en cada caso) dentro de un mismo momento del ciclo.

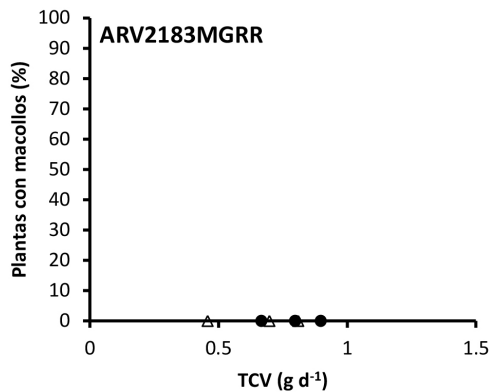
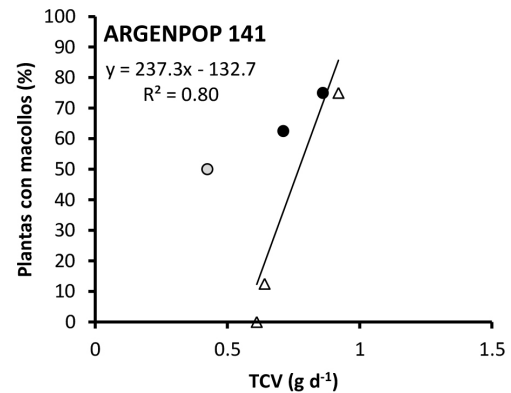
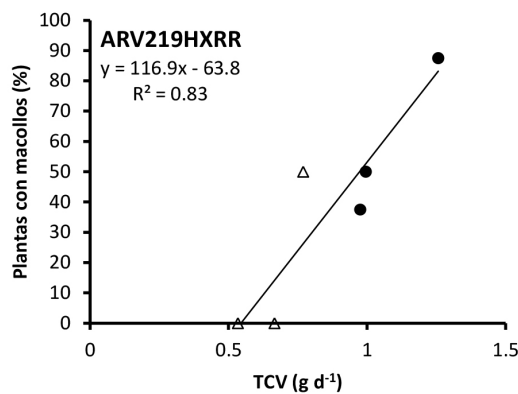


Figura 1: Relación entre el porcentaje de plantas del stand presentando macollos a los 42 días desde la emergencia del cultivo y la tasa de crecimiento del vástago principal (TCV) promedio de las plantas del stand durante ese período, para el híbrido ARV2194HXRR, Argenpop141 y ARV2183MGRR. Círculos = 3 plantas m⁻²; Triángulos = 6 plantas m⁻². En el Argenpop141, no se consideró el dato de la parcela identificado con un círculo gris, por no haber sido la TCV representativa para las plantas utilizadas en la estimación del porcentaje de plantas con macollos.

positiva y linealmente a la TCV durante los primeros 42 días (ca. 500°Cd) desde emergencia (emergencia-V₇) (Figura 1). Para similar rango de TCV, el ARV2183MGRR no emitió macollos. En los otros genotipos existió una TCV mínima o umbral (ca. 0,55 g d⁻¹) por encima de la cual la población presentó plantas con macollos. La

pendiente de la respuesta (i.e. incremento de la proporción de plantas con macollos en función del aumento de la TCV) fue mayor en el Argenpop141 que en el ARV2183MGRR y el Argenpop141 sostuvo una mayor proporción de plantas con macollos en las etapas siguientes (V₁₀ y V₁₇; Cuadro 2).

Como consecuencia del efecto de la densidad de siembra sobre la proporción de plantas con macollos y del número de macollos por planta (datos no presentados), el número de vástagos m^{-2} a lo largo del ciclo no difirió entre densidades (Cuadro 1). Contrariamente, el efecto genotípico sobre la producción de macollos se reflejó en el número de vástagos m^{-2} ($0,05 < P < 0,1$). El híbrido ARV2183MGRR fue el que genotipo que presentó el menor número de vástagos m^{-2} (4,5 vástagos m^{-2} como promedio de las densidades) a lo largo del ciclo. Por el contrario, ARV2194HXRR y Argenpop141 presentaron un incremento en la cantidad de vástagos m^{-2} hasta los 640 °Cd de la emergencia (V_{8-9}), alcanzando en baja densidad una totalidad de 8,5-9,9 vástagos m^{-2} y posteriormente una caída debido a la muerte de macollos llegando a floración con 7,4-7,8 vástagos m^{-2} . Desde V_{13} se detectó una interacción significativa ($0,05 < P < 0,1$) híbrido x densidad sobre la cantidad de vástagos m^{-2} principalmente por la nula producción de macollos del ARV2183MGRR en ambas densidades (Cuadro 3).

Cuadro 3: Detalle de las interacciones híbrido x densidad sobre la cantidad de vástagos m^{-2} en dos momentos del ciclo del cultivo (tiempo térmico desde la emergencia del cultivo; TT y ontogenia).

TT (°Cd) Ontogenia		929 V_{13-17}	1053 V_{18-20}
Densidad	Híbrido	Vástagos m^{-2}	
3 pl m^{-2}	ARV2183MGRR	3,0 a	3,0 a
	ARV2194HXRR	7,1 ab	6,9 ab
	Argenpop141	8,1 ab	8,8 b
6 pl m^{-2}	ARV2183MGRR	6,0 ab	6,0 ab
	ARV2194HXRR	8,7 b	8,7 b
	Argenpop141	6,0 ab	6,0 ab
<i>P</i>		0,1	0,05

Letras distintas indican diferencias significativas (valor *P* indicado en cada caso) dentro de un mismo momento del ciclo.

Fenología del vástago principal y de los macollos

El número total de hojas del vástago principal difirió entre híbridos ($P < 0,05$), presentando Argenpop141 y ARV2194HXRR el menor

(ca. 18,2) y mayor (ca. 20,6) número de hojas, respectivamente y ARV2183MGRR el valor intermedio (ca. 19,4). El número total de hojas de los macollos por su parte, mostró un comportamiento errático. Muchos macollos que comenzaron su desarrollo lo detuvieron, especialmente en alta densidad, lo que determinó un número final entre 3 y 7 hojas, con morfologías diferentes (láminas más pequeñas) a la de los macollos que completaron su desarrollo y alcanzaron el estado de antesis. Considerando únicamente los macollos que llegaron a floración, el número total de hojas difirió entre genotipos ($P < 0,05$). En el primer macollo, ARV2194HXRR presentó ca. 13,8 hojas y Argenpop141 ca. 10,4 hojas. En el segundo macollo, Argenpop141 presentó 9,7 hojas.

La aparición de la primer punta de hoja visible del primer macollo de ARV2194HXRR coincidió con la aparición de la 9 hoja del vástago principal (aprox. en V_5 del vástago principal), mientras que en el Argenpop141 esto ocurrió previamente, aprox. con la aparición de la 8 hoja (entre V_4 y V_5 del vástago principal) tanto para el primero como para el segundo macollo (Figura 2). Los valores de las pendientes de las relaciones ajustadas al conjunto de datos no difirieron significativamente de 1, indicando un similar ritmo de aparición de hojas entre macollos y vástagos principales. Los intervalos de confianza para los valores de los parámetros del modelo bilineal (Ec. 1.1 y 1.2; Cuadro 4) sugieren un similar valor de filocrono (inversa del parámetro *b*) para hojas de macollos y de vástagos principales (ca. 44,6 y 56,5 °Cd hoja⁻¹ para el ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente). Por otro lado, las diferencias en los valores del parámetro *c* entre macollos y vástagos principales indican que en ambos híbridos, el máximo número de hojas del vástago principal se registró con anterioridad al de los macollos, resultando significativo ($P < 0,05$) en el ARV2194HXRR.

Los parámetros del modelo sigmoideo (Ec. 2) ajustado a la dinámica de la floración masculina del vástago principal no mostraron

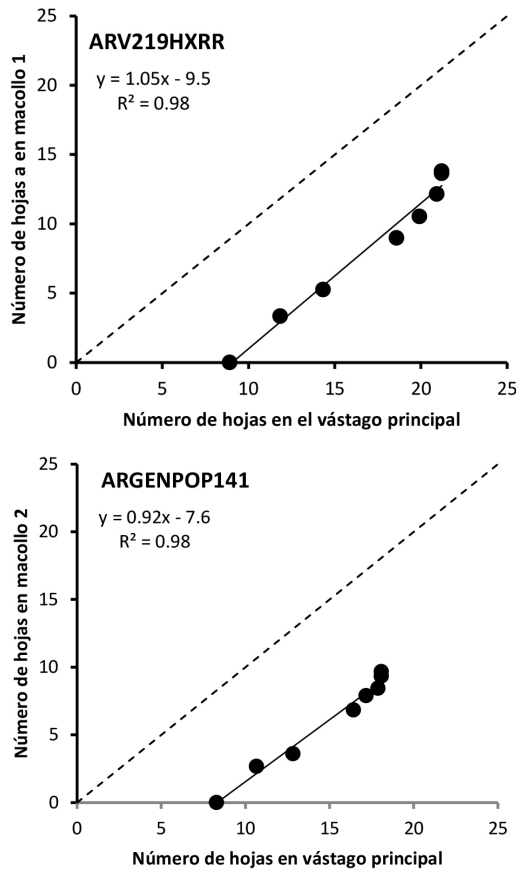


Figura 2: Número total de hojas aparecidas o visibles en el primer (ARV219HXRR y Argenpop141) y segundo macollo (Argenpop141) en función del número total de hojas visibles en el vástago principal. La línea diagonal muestra la relación 1:1.

Cuadro 4: Valores y límites del intervalo de confianza ($P=95\%$) de los parámetros del modelo bilineal (Ec. 1.1 y 1.2) ajustado a la evolución temporal del número total de hojas aparecidas en el vástago principal y los macollos. R^2 = ajuste correspondiente al modelo.

Híbrido	Vástago	Parámetro			R^2
		a	b	c	
ARV2194HXRR	Principal	-0,01±1,48	0,024±0,002	883,57±37,55	0,99
	Macollo	-1,86±6,97	0,020±0,002	996,11±51,09	0,99
Argenpop141	Principal	1±1,48	0,019±0,002	868,27±44,39	0,99
	Macollo	5,35±3,14	0,016±0,004	948,29±97,6	0,98

diferencias significativas entre factores (densidad o híbrido) con excepción del parámetro c (Cuadro 5). Así, el TT al punto de inflexión de la dinámica de antesis (50% de las plantas en antesis) no difirió significativamente entre densidades, pero sí entre híbridos, siendo ARV2183MGRR el de mayor TT a antesis. En la dinámica poblacional de la floración femenina del vástago principal (Cuadro 5), el TT al 50% de plantas en silking (parámetro c) fue menor

en baja densidad ($P<0,05$). En ambas densidades, el Argenpop141 ($P<0,05$) presentó el menor TT a floración femenina y ARV2183MGRR el mayor. Cuando se compararon las dinámicas de la floración masculina y femenina del vástago principal y de los macollos en baja densidad para los híbridos ARV2194HXRR y Argenpop141 (Cuadro 6), se observó que ambas floraciones ocurrieron más tardíamente en los macollos (ver parámetro c). Para los

Cuadro 5: Parámetros del modelo sigmoideo (Ec. 2) utilizado para describir la evolución poblacional de la floración masculina (antesis) y femenina (silking) de la espiga apical del vástago principal para los diferentes tratamientos.

		Floración masculina			
		a	b	c	d
Densidad	3 pl m ⁻²	-0,09	1,05	886,95	7,91
	6 pl m ⁻²	0,05	0,84	898,77	10,69
	<i>P</i>	ns	ns	ns	ns
Híbrido	ARV2183MGRR	-0,03	1,02	920,20 a	11,97
	ARV2194HXRR	-0,04	0,87	882,74 b	10,2
	Argenpop141	0,02	0,96	875,65 b	5,73
	<i>P</i>	ns	ns	0,005	ns
Híbrido x Densidad	<i>P</i>	ns	ns	ns	ns
		Floración femenina			
		a	b	c	d
Densidad	3 pl m ⁻²	-0,14	1,14	872,00 b	16,46
	6 pl m ⁻²	-0,02	1,02	896,55 a	11,23
	<i>P</i>	ns	ns	0,05	ns
Híbrido	ARV2183MGRR	-0,03	1,01	900,62 a	10,69
	ARV2194HXRR	-0,12	1,12	888,16 ab	13,07
	Argenpop141	-0,09	1,11	864,04 b	17,78
	<i>P</i>	ns	ns	0,05	ns
Híbrido x Densidad	<i>P</i>	ns	ns	ns	ns

Letras distintas indican diferencias significativas (valor *P* indicado en cada caso) dentro de un mismo parámetro. ns = no significativo

Cuadro 6: Valores y límites del intervalo de confianza (*P*=95%) de los parámetros del modelo sigmoideo utilizado para describir la evolución poblacional de la floración masculina (antesis) y femenina (silking) del vástago principal y de los macollos en baja densidad de siembra. *R*² = ajuste correspondiente al modelo.

Híbrido	Vástago	Floración masculina				<i>R</i> ²
		a	b	c	d	
ARV2194HXRR	Principal	-0,12±0,24	1,11±0,25	853,69±7,37	11,31±5,18	0,98
	Macollo	-0,01±0,02	0,51±0,12	995,20±1,66	-7,65±1,72	0,99
Argenpop141	Principal	-0,03±0,03	1,02±0,04	869,38±1,50	9,71±1,32	0,99
	Macollo	-0,21±0,30	0,69±0,33	940,05±35,09	38,24±18,55	0,99
Híbrido	Vástago	Floración femenina				<i>R</i> ²
		a	b	c	d	
ARV2194HXRR	Principal	-0,63±1,46	1,64±1,48	853,62±39,20	20,91±12,81	0,98
	Macollo	0,00±0,02	0,34±0,05	1038,93±7,99	15,31±7,09	0,99
Argenpop141	Principal	0,00±0,14	1,03±0,17	862,53±9,07	20,20±7,49	0,99
	Macollo	-0,04±0,09	0,43±0,10	961,22±12,20	20,41±8,87	0,99

macollos, la proporción máxima (parámetro *a + b*) de la población que alcanzó antesis y silking siempre resultó menor a 1 (aprox. 0,49 y 0,36 para antesis y silking; respectivamente), es decir, no todos los macollos aparecidos llegaron a florecer. Por el contrario, todos los vástagos principales completaron su desarro-

llo reproductivo (*i.e.* *a + b*=1). La población de macollos presentó una mayor asincronía floral (ca. -123 y -71°Cd para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente) que la de vástagos principales (ca. 18 y 7 °Cd para ARV2194HXRR y Argenpop141; respectivamente).

DISCUSIÓN

La producción de macollos evidenció un fuerte efecto genotípico, modulada por la densidad de siembra. Estos resultados concuerdan con lo reportado por otros autores (Tetio-Kagho y Gardner, 1988; Sangoi y Salvador, 1998; Sangoi *et al.*, 2009) y las diferencias entre híbridos podrían estar asociadas a la influencia de ciertos genes (*tb1* y *gt1*) presentes en el antepasado del maíz (teosinte) que median en la elongación de yemas axilares como respuesta a la calidad de la luz (Whipple *et al.*, 2011) y que pueden haber sido seleccionados diferencial e indirectamente en los distintos materiales en estudio (Wang *et al.*, 1999). La diferente producción de macollos entre densidades, probablemente responda a la interacción de dos factores afectados por la cantidad de plantas: la calidad de la luz y la cantidad de luz por planta. En bajas densidades poblacionales la alta relación rojo/rojo lejano de la luz que alcanza los estratos inferiores de un canopeo es percibida por diferentes fotoreceptores (Casal *et al.*, 1998; Casal, 2013) que operan regulando el crecimiento y desarrollo de las plantas, teniendo el efecto, entre otros, de estimular la producción de macollos (Maddonni *et al.*, 2002). En este experimento, el crecimiento de macollos en los híbridos ARV2194HXRR y Argenpop141 fue registrado en canopeos con TCV en el período emergencia-V⁷ (ca. primeros 500 °Cd desde emergencia) superiores a ca. 0,55 g d⁻¹. Así, en la menor densidad de siembra (*i.e.* ambiente con alta relación rojo/rojo lejano) el crecimiento promedio de las plantas superó este valor umbral y la respuesta lineal de la proporción de la población con macollos ante incrementos de la TCV supone una regulación del macollaje vía el balance de carbono de las plantas en etapas tempranas del ciclo. Un análisis poblacional que considere el crecimiento de vástagos y macollos a nivel de planta individual, tal como el abordado por Andrade *et al.* (1999) para establecer la relación entre la fijación de granos de una planta y su crecimiento alrededor de floración, permitiría establecer con ma-

yor precisión la función descrita en la Figura 1 y explicar la variabilidad poblacional en la producción de macollos. Adicionalmente, se debería explorar posibles relaciones entre la TCV y la supervivencia de macollos en etapas más avanzadas del ciclo (*i.e.* post V⁷). Posiblemente el impacto de otros factores como la temperatura, sobre la duración de las etapas fenológicas, explique aparentes discrepancias entre la proporción de plantas con macollos y las distintas TCV entre fechas de siembra tempranas y tardías (Sangoi 2012a). A diferencia de lo mencionado para ARV2194HXRR y Argenpop141, el ARV2183MGRR no presentó emisión de macollos a pesar de haber alcanzado TCV tempranas superiores al umbral establecido para los otros genotipos. Esto podría deberse a algún tipo de inhibición por parte del ápice (*i.e.* mayor dominancia apical) sobre el desarrollo de estructuras laterales, regulado por diversos genes (Wills *et al.*, 2013).

La aparición de hojas de macollos comenzó a visualizarse en el estado V₄₋₅ del vástago principal, y el filocrono de los macollos (ca. 44,6 y 56,5 °Cd hoja⁻¹ para ARV194HXRR y Argenpop141; respectivamente) resultó similar al del vástago principal (Moulija *et al.*, 1999) y ligeramente superior a lo reportado para filocronos de vástagos principales de otros genotipos de maíz (36-45 °Cd hoja⁻¹; Tollenaar *et al.* 1979; Ritchie y NeSmith, 1991; Moulija *et al.*, 1999). El período de aparición de hojas de los macollos finalizó más tardíamente que el del vástago principal, a pesar del menor número total de hojas, tal como sucede en otras especies como trigo y cebada (Alzueta *et al.*, 2012). Esto podría explicarse por el distinto momento de inicio de las yemas axilares respecto al ápice, y los semejantes ritmos para la diferenciación (*i.e.* plastocronos) y aparición (*i.e.* filocrono) de una hoja. Si bien los plastocronos de los macollos nunca fueron calculados, la estrecha asociación entre filocrono y plastocrono documentada para hojas de vástagos principales de un amplio rango de genotipos de maíz (Padilla y Otegui, 2005), permiten inferir estas aseveraciones.

La demora en el período de aparición de hojas de macollos se vio reflejada en el mayor tiempo a antesis de esta estructura con respecto al vástago principal. El tiempo a floración femenina fue también mayor en los macollos que en el vástago principal, lo que también puede deberse al inicio retrasado del desarrollo floral de las yemas axilares de macollos respecto a las yemas axilares del vástago principal. Además, una cierta proporción de los macollos aparecidos no llegaron a antesis y silking, constituyéndose sólo en estructuras que potencialmente conferirían estabilidad vegetativa (similar número de vástagos m^{-2}) pero no reproductiva.

Considerando las dinámicas temporales de las floraciones de macollos y vástagos principales en baja densidad de siembra, el intervalo entre la floración masculina y femenina de los vástagos principales reveló un cierto grado de protoginia (i.e. adelanto de la floración femenina), mientras que para la población de macollos la floración masculina claramente adelantó a la femenina (i.e. protandria). En maíz, la sincronía entre la floración femenina y masculina se encuentra directamente relacionada con la capacidad de las espiguillas de la espiga en fijar granos (Chapman y Edmeades, 1999), estando regulada la extrusión de estigmas por el flujo de asimilados particionado hacia las espiguillas (Bassetti y Westgate, 1993a). Probablemente, la demora en el tiempo a silking de los macollos e incluso la no ex-

trusión de estigmas en algunas de las espigas de macollos, sean síntomas del bajo flujo de asimilados particionado hacia estas espigas, que compromete la fijación de granos aún en flores fecundadas (Otegui et al, 1995; Rattalino Edreira *et al.*, 2011).

CONCLUSIONES

La producción de macollos dependió del genotipo, la densidad de siembra y la interacción genotipo x densidad de siembra. El AR-V2183MGRR no presentó macollos en ninguna de las densidades de siembra utilizadas en el experimento, mientras que los otros dos genotipos produjeron macollos de manera diferencial en ambas densidades, lo que provocó que el número de vástagos m^{-2} se mantuviera estable ante cambios en la densidad. Para los genotipos que macollaron (ARV2194HXRR y Argenpop141), se encontró una relación funcional entre el crecimiento temprano de los vástagos principales y la producción de macollos, detectándose una similar TCV umbral para ambos genotipos, a partir de la cual la proporción de la población con macollos se vería incrementada (Se rechaza la hipótesis 1). El tiempo a floración de las espigas fértiles de vástagos principales y de macollos no fue similar, a pesar de que estos últimos presentaron un menor número de hojas y un mismo ritmo de aparición de hojas que los vástagos principales (Se rechaza la hipótesis 2).

BIBLIOGRAFÍA

- Alzueta, I.; L. G. Abeledo; C. M. Mignone and D. J. Miralles. 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *European Journal of Agronomy*. 41: 92-102.
- Andrade, F. H.; C. Vega; S. Uhart; A. Cirilo; M. Cantarero and O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Bassetti, P. and M. E. Westgate. 1993a. Emergence, elongation and senescence of maize silks. *Crop Science* 33: 271-275.
- Casal, J. J.; R. A. Sánchez and J. F. Botto. 1998. Modes of action of phytochromes. *Journal of Experimental Botany* 49: 127-138.
- Casal, J. J. 2013. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual Review of Plant Biology* 64: 403-427.

- Chapman, S. C. and G. O Edmeades. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science* 39: 1315-1324.
- Gardner, F. P.; R. B. Pearce and R. L. Mitchell. 1985. Physiology of crop plants. Ames: Iowa State University. 327p.
- Hall, A.; J. Lemcoff and N. Trápani. 1981. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants. *Maydica* 26: 19-38.
- Jandel TBLCURVE, 1992. TableCurve 3.0. Curve Fitting Software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Kiniry, J. R. and J. T. Ritchie. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number in maize. *Agronomy Journal* 77: 700-703.
- Maddonni, G. A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina—a probabilistic approach. Springer. *Theoretical and Applied Climatology* 107: 325-345.
- Maddonni, G. A., Iglesias Pérez, M. E., Cárcova, J. and Ghersa, M. E. 1999. Flowering dynamic of maize hybrids grown in soils with contrasting agricultural history. *Maydica* 44: 141-147.
- Maddonni, G. A.; M. E. Otegui; B. Andrieu; M. Chelle and J. J. Casal. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology* 130: 1181-1189.
- MINAGRI. 2015. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca.
- Moulla, B.; C. Loup; M. Chartier; J. M. Allirand and C. Edelin. 1999. Dynamics of Architectural Development of Isolated Plants of Maize (*Zea Mays* L.), in a Non-limiting Environment: The Branching Potential of Modern Maize. *Annals of Botany* 84: 645-656.
- Otegui, M. E.; F. H. Andrade and E. E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40: 87-94.
- Padilla, J. and M. E. Otegui. 2005. Co-ordination between leaf initiation and leaf appearance in field-grown maize (*Zea mays*): genotypic difference in response of rate to temperature. *Annals of Botany* 96: 997-1007.
- Penalba, O. C. and W. M. Vargas. 2004. Interdecadal and interannual variations of annual and extreme precipitation over central-northeastern Argentina. *International Journal of Climatology* 24: 1565-1580.
- Rattalino Edreira, J. I.; E. Budakli Carpici; D. Sammarro and M. E. Otegui. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research* 123: 62-73.
- Ritchie, J. T. and D. S. NeSmith. 1991. Temperature and crop development. In: Hanks, J. y Ritchie, J. T. (eds). Modeling plant and soil systems. ASA-CSSA-SSSA. *Agronomy Series* 31. Madison pp 5-29.
- Ritchie, S. W.; J. J. Hanway and G. O. Benson. 1993. How a corn plant develops. Special Report n48. Iowa State University.
- Sangoi, L. and R. J. Salvador. 1998. Influence of plant height and leaf number on maize production at high plant densities. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 33: 297-306.
- Sangoi, L.; A. Schmitt; A. Saldanha; C. F. Fiorentin; A. J. Pletsch; J. Vieira and M. A. Gattelli. 2009. Grain yield of maize hybrids at two plant densities with and without tillers removal. *Ciência Rural* 39: 325-331.
- Sangoi, L.; C. Schweitzer; P. R. Ferreira da Silva; A. Schmitt; V. P. Vargas; R. Trezzi Casa and C. Arruda de Souza. 2011. Maize tillering, leaf area, and grain productivity under different spatial arrangement. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 46: 609-616.
- Sangoi, L.; A. Schmitt; J. Vieira; V. P. Vargas; D. Girardi and S. R. Zoldan. 2012a. Tiller removal does not increase maize grain yield, regardless of the sowing date. *Ciência Rural* 42: 1354-1359.
- Sangoi, L.; A. Schmitt; P. R. Ferreira da Silva; V. P. Vargas; S. R. Zoldan; J. Vieira; C. Arruda de Souza; G. J. Picoli Junior and P. Bianchet. 2012b. Tillering as a trait to mitigate damages caused to maize by the main stem defoliation. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 47: 1605-1612.
- Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988. Responses of Maize to Plant Population Density. I. Canopy Development, Light Relationships, and Vegetative Growth. *Agronomy Journal* 80: 930-935.
- Tollenaar, M.; T. B. Daynard and R. B. Hunter. 1979. Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering in maize. *Crop Science* 19: 363-366.

- Valentinuz, O. 2009. Macollos en el cultivo de maíz: entre el legado ancestral y la contribución al rendimiento. Artículo de difusión, E. E. A. INTA Paraná. Obtenido el 29/04/2015 de: <http://inta.gob.ar/documentos/macollos-en-el-cultivo-de-maiz-entre-el-legado-ancestral-y-la-contribucion-al-rendimiento>
- Wang, R. L.; A. Stec; J. Hey; L. Lukens and J. Doebley. 1999. The limits of selection during maize domestication. *Nature* 398: 236-239.
- Whipple, C. J.; T. H. Kebrom; A. L. Weber; F. Yang; D. Hall; R. Meeley; R. Schmidt; J. Doebley; T. P. Brutnell and D. P. Jackson. 2011. Grassy tillers1 promotes apical dominance in maize and responds to shade signals in the grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108: 506-512.
- Wills, D. M.; C. J. Whipple; S. Takuno; L. E. Kursel; L. M. Shannon; J. Ross-Ibarra and J. F. Doebley. 2013. From many, one: Genetic control of prolificacy during maize domestication. *PLOS Genetics* 9.